

DINÂMICA DA REGENERAÇÃO NATURAL DE ALGUMAS ESPÉCIES FLORESTAIS NA FLORESTA NACIONAL DO TAPAJÓS, ESTADO DO PARÁ, BRASIL

Stephen Bennett Jennings; José do Carmo Alves Lopes;
Timothy Charles Whitmore; Nicholas David Brown

INTRODUÇÃO

Um dos princípios da silvicultura das florestas tropicais úmidas é que diferentes espécies respondem de forma diferenciada aos diversos graus de abertura do dossel. As espécies tolerantes à sombra crescem para preencher pequenas clareiras, e na medida em que aumentam os distúrbios no dossel, as espécies mais demandantes por luz são liberadas progressivamente por apresentarem um crescimento mais rápido. Com base nesse entendimento, diversas classificações têm sido propostas para agrupar as espécies que compartilham respostas semelhantes à luz enquanto mudas. A classificação mais clara é a de Swaine & Whitmore (1988) e Whitmore (1989), os quais diferenciaram as espécies em **pioneiras** (que exigem maior penetração de luz até o solo da floresta para a germinação das sementes e o estabelecimento das mudas) e espécies **não-pioneiras (clímax)**, que são capazes de germinar e se estabelecerem sob o dossel fechado (Whitmore, 1984). Entretanto, dentro do grupo das espécies clímax, é sabido que existem variações nas respostas das mudas com relação aos diferentes tamanhos de abertura do dossel. O grau de especialização para essas espécies ainda está em discussão (Brown & Jennings, 1998).

A manipulação do dossel da floresta é uma das poucas técnicas viáveis para influenciar na estrutura e na composição da regeneração nas florestas tropicais úmidas. É, portanto, de importância vital em termos de silvicultura, entender como as mudas de diferentes espécies respondem aos diferentes níveis de aberturas

do dossel. As respostas das populações de mudas de interesse para o manejo incluem as variações nas populações, como também, a dinâmica de mortalidade e crescimento.

Este estudo visou ampliar os conhecimentos sobre a demografia de mudas nas florestas do Tapajós, partindo do trabalho de Lopes (1993). Visou, também, oferecer informações sobre o desempenho comparativo de mudas de espécies florestais nos diferentes tamanhos de abertura do dossel. Essas informações são mais conhecidas e utilizadas no manejo das florestas tropicais da Ásia do que na região amazônica. Foi dado enfoque às espécies de valor comercial atual ou potencial. Dessa forma, o estudo pretendeu apoiar a pesquisa em silvicultura e manejo dessas florestas, que já vêm sendo desenvolvida pela Embrapa Amazônia Oriental.

Os objetivos específicos desta pesquisa foram: investigar os padrões espaciais e temporais das populações de mudas de onze espécies florestais; e caracterizar as respostas de sete dessas espécies aos variados graus de abertura no dossel.

MATERIAIS E MÉTODOS

Local de estudo

A pesquisa foi desenvolvida no Parque Fenológico, que é uma área de 400 hectares dentro da Floresta Nacional do Tapajós, município de Belterra, PA. A latitude é de aproximadamente 02° 45' sul e a longitude é 55° 00' oeste de Greenwich. A altitude é de 175 m acima do nível do mar.

A área é constituída por um planalto ligeiramente ondulado. O solo do local do estudo é classificado como do tipo Latossolo Amarelo distrófico, com um alto conteúdo de argila (60% - 90%). Os solos são profundos, ácidos, baixos em cátions cambiáveis e possuem altos teores de alumínio (Silva et al. 1983).

O clima é classificado por Köppen (1923) como Ami, ou seja, um clima tropical com uma estação seca anual de dois a três meses (agosto-outubro) e pluviosidade anual superior a 2.000 mm. A temperatura média anual é de aproximadamente 25 °C. Apesar da estação seca marcante, a floresta é perene, embora algumas espécies (especialmente emergentes, tais como *Caryocar villosum* (Aublet) Pers. e *Bertholletia excelsa* Bonpl.) apresentem quedas de folhas por um período curto anterior ao início da estação seca (*obs. pess.*).

Desde 1984, a fenologia da floração, frutificação e queda foliar de mais de 50 espécies vem sendo monitorada a cada quinze dias¹. Antes de serem iniciadas as observações fenológicas, todas as árvores com DAP \geq 30 cm foram mapeadas e medidas em todos os 400 hectares. A floresta é classificada como floresta densa de terra firme, sem palmeiras de babaçu (*Attalea speciosa* Mart. ex Spreng.), de acordo com Dubois (1976). Antes da criação da Floresta Nacional em 1974, distúrbios antropogênicos ocorreram no Parque Fenológico, tais como: caça, alguma extração, em pequena escala, de produtos florestais não-madeireiros e, possivelmente, pequenos volumes de madeira, mas considera-se que essas atividades tiveram um impacto apenas modesto na estrutura e composição da floresta (Carvalho, 1992; Lopes, 1993).

Obtenção dos dados

Foram usados mapas elaborados a partir de um inventário de todas as árvores com DAP \geq 30 cm, realizado pela Embrapa Amazônia Oriental em 1985, para selecionar uma área do parque, que contivesse um maior número de árvores de algumas das espécies que estavam sendo estudadas em outros projetos de pesquisa. Um levantamento realizado confirmou alta abundância de mudas de uma das espécies de interesse para o estudo (*Vochysia maxima*). O segundo critério de seleção era que a área deveria incluir uma variação da estrutura do dossel, e constatou-se que a área de fato incluía numerosas aberturas no dossel de vários tamanhos, bem como floresta em fase madura e de construção.

¹Informação prestada por Noemi Martins Leão, pesquisadora da Embrapa Amazônia Oriental ao autor do trabalho.

Um transecto de 500 m x 10 m foi estabelecido, começando no quadrado K1 do Parque Fenológico e indo em direção 281° Norte (Figura 1). O transecto foi dividido em 200 parcelas contíguas de 5 m x 5 m, as quais foram marcadas com estacas. Um reconhecimento preliminar revelou que diversas espécies tinham mudas presentes na maior parte do transecto e estas espécies foram selecionadas para o estudo da dinâmica de população (Tabela 1). Um subgrupo de sete dessas espécies foi selecionado para medições de crescimento e mortalidade (Tabela 1). As mudas dessas sete espécies foram também etiquetadas em duas parcelas adicionais, no centro de clareiras adjacentes ao transecto.

As espécies são clímax *sensu* Swaine & Whitmore (1988): DL (espécie demandante por luz); TS (espécie tolerante à sombra). O número de mudas etiquetadas para medições separadas de crescimento e mortalidade é indicado.

Em setembro de 1994, todas as parcelas foram medidas pela primeira vez. O número de mudas de cada uma das 11 espécies em cada parcela foi anotado e as alturas das mudas foram divididas em classes de 30 cm de altura até 3 m. Duas variáveis da estrutura do dossel foram estimadas para cada parcela: índice de exposição da copa (Dawkins, 1956) e fases da floresta (Whitmore, 1975), aqui usadas como altura (em vez de uma combinação de altura e diâmetro), uma vez que apenas mudas (e não todas as classes de tamanho) foram medidas (Apêndice 1).

O Parque Fenológico é dividido por uma série de trilhas de acesso (mais largas a cada 200 m, e mais estreitas a cada 50 m), das quais várias atravessaram o transecto. Para as parcelas cortadas por trilhas (19 parcelas), a porção não afetada da parcela (> 50 cm da borda da trilha) foi marcada com estacas e apenas esta área foi medida. Uma parcela (77) estava quase inteiramente ocupada por uma trilha e não foi medida.

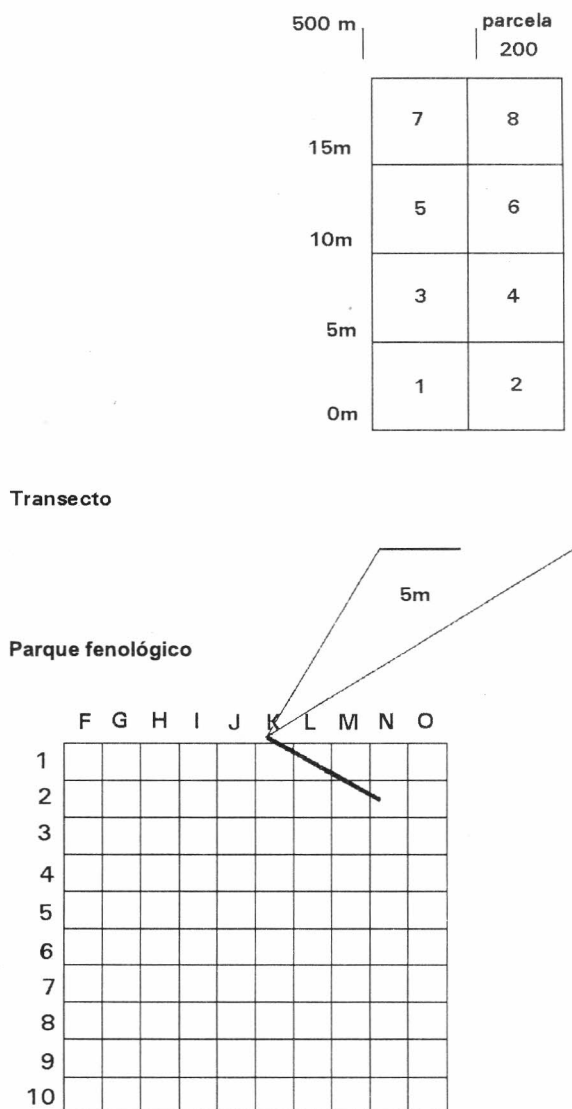


Figura 1. Esquema do transecto de 500 m x 10 m, dividido em 200 parcelas contíguas de 5 m x 5 m no Parque Fenológico, Floresta Nacional do Tapajós, município de Belterra, PA, o qual tem uma área de 400 hectares, dividida por trilhas principais de acesso a cada 200 m.

TABELA 1. Espécies selecionadas para o estudo da dinâmica de populações de mudas no Parque Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA, suas ecologias (Carvalho, 1992).

Espécies	Família	Ecologia	Nº de mudas etiquetadas
<i>Carapa guianensis</i> Aubl.	Meliaceae	TS árvore do dossel	*151
<i>Copaifera duckei</i> Dwyer	Caesalpiniaceae	TS árvore do dossel	
<i>Couratari stellata</i> A.C. Smith	Lecythidaceae	TS árvore do dossel	
<i>Coussarea platyphylla</i> Poepp. & Endl.	Rubiaceae	DL (?) árvore de sub-bosque	
<i>Erismia uncinatum</i> Warm.	Vochysiaceae	TS árvore do dossel	110
<i>Faramia anysocalyx</i> Poepp. & Endl.	Rubiaceae	TS árvore de sub-bosque	
<i>Manilkara huberi</i> Standley	Sapotaceae	TS árvore do dossel	254
<i>Sclerobium chrysophyllum</i> Poepp. & Endl.	Caesalpiniaceae	DL (?) árvore do dossel	260
<i>Sclerobium guianensis</i> Benth.	Caesalpiniaceae	DL (?) árvore do dossel	82
<i>Tachigali myrmecophila</i> Ducke	Caesalpiniaceae	TS árvore do dossel	126
<i>Vochysia maxima</i> Ducke	Vochysiaceae	DL árvore do dossel	106

Todas as parcelas foram re-medidas quatro vezes, em intervalos de cinco a oito meses, perfazendo um total de cinco medições em um período de 24 meses. Para se obter informação sobre a localização das árvores na área do estudo com potencial para serem matrizes, foram registradas todas as árvores com DAP ≥ 10 cm (ou DAP ≥ 5 cm para as duas espécies do sub-bosque *Coussarea platyphylla* e *Faramia anysocalyx*, as quais atingem a maturidade reprodutiva com um tamanho pequeno) dentro do transecto. Foram registradas também todas as árvores adultas das espécies estudadas até 30 m distante do transecto.

Para os estudos de crescimento e mortalidade, as mudas foram etiquetadas com números seqüenciais a partir de outubro de 1994. Suas localizações dentro de cada parcela foram

registradas em um mapa. Todas as mudas de *Manilkara huberi*, *Sclerolobium chrysophyllum*, *S. guianensis* e *Carapa guianensis* (das quais havia 100 - 250 indivíduos dentro do transecto), foram etiquetadas. Mudas recém-germinadas de *Carapa guianensis* foram incorporadas ao estudo durante os anos de 1995 e 1996, devido ao tamanho inicial pequeno da população e alta mortalidade.

Em função das três espécies mais numerosas (*Vochysia maxima*, *Erismia uncinatum* e *Tachigali myrmecophila*), tornou-se impraticável medir todos os indivíduos por causa da alta abundância (superior a 800 por espécie). Por isso, utilizou-se um indivíduo de cada parcela onde a espécie ocorria. Para evitar distorções, como por exemplo selecionar a muda mais conspícua, selecionou-se aquela mais próxima do canto sudoeste da parcela. Para aumentar o número de mudas em cada classe de exposição de copa, foram selecionadas mudas adicionais nas parcelas. O número de mudas etiquetadas para as sete espécies é apresentado na Tabela 1.

Para cada indivíduo etiquetado, o índice Clark & Clark de exposição de copa foi estimado (Clark & Clark, 1992; Anexo 1) e a altura da muda medida até o centímetro mais próximo. Observações adicionais relevantes foram também registradas como: condição da ponteira, peculiaridades do microlocal, casos de herbivoria severa, e casos de mortalidade, quando possíveis de serem identificáveis.

No início do estudo, constatou-se que a população de *Carapa guianensis* era pequena, e sofreu alta mortalidade. A disseminação e germinação das sementes durante a maior parte de 1995 e 1996 permitiu que novas mudas fossem incorporadas ao estudo. O crescimento dessa espécie não foi analisado em qualquer nível de detalhe, uma vez que poucas mudas da população inicial sobreviveram até o fim do período de estudo.

Todas as mudas etiquetadas que sobreviveram foram re-mensuradas em três ocasiões: junho e novembro de 1995 e outubro de 1996, perfazendo um total de dois anos de monitoramento do crescimento e exposição de copa dessas mudas. Nos levantamentos seguintes, quando não eram encontradas nem a muda ou

etiqueta, após a mensuração de todo o transecto, era realizada uma segunda busca na tentativa de reencontrar aquela muda. Ainda, se na enumeração posterior a muda não era encontrada, presumia-se que morrera. Na enumeração final (outubro de 1996) foi empreendida uma busca adicional das mudas não encontradas até esta enumeração, para reduzir a possibilidade de superestimação da mortalidade.

RESULTADOS

Dinâmica da população de mudas

Mudanças populacionais

A maioria das onze espécies demonstrou grandes variações nos tamanhos de suas populações, conforme pode ser observado na Figura 2. A diferença entre a maior e a menor população ficou entre 20% e 86% (média 58%) para cada espécie (Tabela 2). Com exceção da espécie *Erismia uncinatum*, que permaneceu como a espécie mais comum durante o período inteiro dos dois anos, houve grandes alterações no posicionamento na ordem de abundância das demais espécies. As alterações nos tamanhos das populações de mudas ocorreram em momentos distintos para diferentes espécies (Figura 2). Quatro espécies (*Tachigali myrmecophila*, *Manilkara huberi*, *Copaifera duckey* e *Faramea anyscocalyx*) não frutificaram durante o período do estudo. Mesmo algumas das espécies que de fato produziram sementes, não demonstraram um aumento no tamanho da população (p. ex. *Vochysia maxima*), ou tiveram um aumento apenas em um período curto (p. ex. *Erismia uncinatum*). Em contraste, *Sclerolobium chrysophyllum* teve um recrutamento copioso no início de 1995, que resultou num aumento persistente no tamanho da população. *Carapa guianensis* recrutou continuamente de maio de 1995 a setembro de 1996.

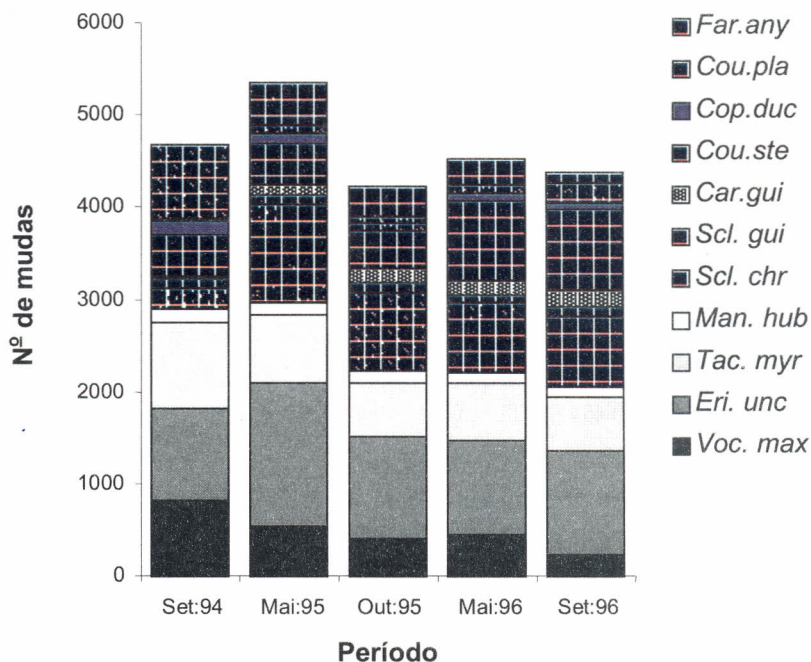


Figura 2. Mudança nos números de mudas de onze espécies durante um período de dois anos no Parque Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA.

Distribuição espacial

A maioria das espécies apresentou distribuição espacial altamente agrupada. É dado um exemplo na Figura 3. Todavia, o grau de agrupamento variou com o tempo. Na enumeração mais próxima ao término da disseminação e germinação de cada espécie, dez das onze espécies tiveram distribuições agrupadas estatisticamente significativas comparadas a uma distribuição aleatória (Poisson) (teste Kolmogorov-Smirnov de duas amostras, duas caudas, $p < 0.05$). Para a enumeração feita no período mais longo após a disseminação, apenas seis das espécies tiveram distribuições significativamente agrupadas (teste Kolmogorov-Smirnov de duas amostras, duas caudas, $p < 0.05$). Os resultados para as onze espécies utilizadas no estudo são mostrados na Tabela 3.

TABELA 2. Diferenças percentuais ocorridas entre a maior e a menor população de mudas das onze espécies arbóreas durante o período de dois anos em um transecto no Parque Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA.

Espécies	Diferenças (%)
<i>Vochysia maxima</i> *	71.0
<i>Erismia uncinatum</i> *	35.8
<i>Tachigali myrmecophila</i>	36.4
<i>Manilkara huberi</i>	34.9
<i>Sclerolobium chrysophyllum</i> *	80.4
<i>Sclerolobium guianensis</i> *	19.7
<i>Carapa guianensis</i> *	83.2
<i>Couratari stellata</i> *	54.1
<i>Copaifera duckei</i>	51.7
<i>Cousserea platyphylla</i> *	82.0
<i>Faramea anysocalyx</i>	86.1
Média	57.7

Os agrupamentos de mudas foram encontrados perto dos indivíduos adultos da mesma espécie, embora nem todas as árvores adultas tenham apresentado agrupamentos de mudas. Não houve associação entre a localização dos agrupamentos de mudas com a estrutura do dossel, a não ser no caso de *Faramea anysocalyx*, cujos agrupamentos de mudas foram associados de forma significativa com a floresta na fase madura (Teste Mann-Whitney, $p = 0.04$).

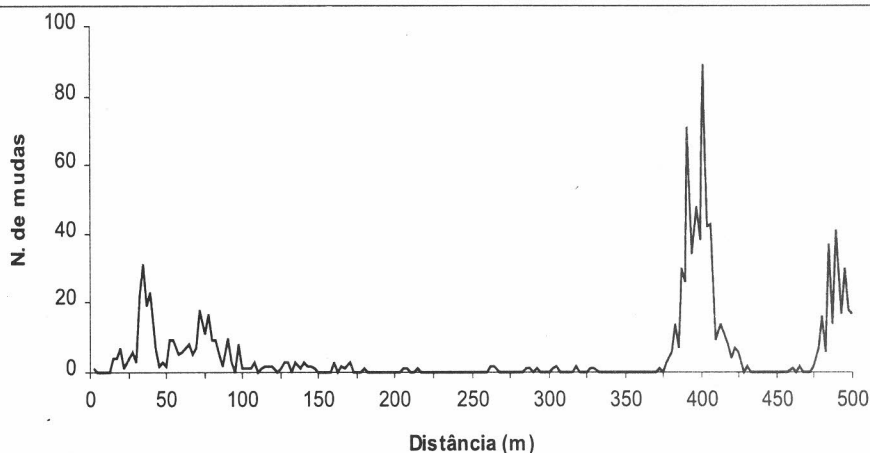


Figura 3. Distribuição espacial de *Sclerolobium chrysophyllum* ao longo de um transecto em maio de 1995, Parque de Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA.

Estrutura de altura das populações de espécies

A maioria das espécies apresentou estruturas de altura semelhantes, em que mais de 90% das mudas tiveram altura inferior a 60 cm. As exceções foram as duas espécies do sub-bosque, *Coussarea platyphylla* e *Faramea anysocalyx*, nas quais uma proporção muito maior de mudas foi mais alta. Seis espécies tiveram um número de mudas altas (≥ 90 cm de altura) suficiente para permitir as análises. Destas, quatro tinham uma proporção significativamente maior de mudas altas em áreas de baixa densidade do que dentro dos agrupamentos (Teste χ^2 , $p < 0.05$).

TABELA 3. Resultados do teste de Kolmogorov-Smirnov, comparando a distribuição espacial de mudas de onze espécies em um transecto no Parque Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA, com a distribuição de Poisson.

Espécies	Resultados do teste Kolmogorov-Smirnov			
	t_{\min}		t_{\max}	
	$D_{n,m}$	p	$D_{n,m}$	p
<i>Vochysia maxima</i>	0.25	< 0.001	0.32	< 0.001
<i>Erismia uncinatum</i>	0.34	< 0.001	0.33	< 0.001
<i>Tachigali myrmecophila</i>	0.57	< 0.001	0.38	< 0.001
<i>Sclerolobium chrysophyllum</i>	0.57	< 0.001	0.41	< 0.001
<i>Sclerolobium guianensis</i>	0.12	> 0.05	0.14	> 0.05
<i>Couratari stellata</i>	0.51	< 0.001	0.43	< 0.001
<i>Manilkara huberi</i>	0.17	< 0.01	0.09	> 0.05
<i>Carapa guianensis</i>	0.15	< 0.05	0.03	> 0.05
<i>Copaifera duckei</i>	0.21	< 0.001	0.09	> 0.05
<i>Faramaea anysocalyx</i>	0.37	< 0.001	0.21	< 0.001
<i>Couratari platyphylla</i>	0.62	< 0.001	0.04	> 0.05

T_{\min} = medição mais cedo depois da disseminação;

t_{\max} = medição mais tarde depois da disseminação;

$D_{n,m}$ = estatística de Kolmogorov-Smirnov.

Crescimento e mortalidade de mudas de sete espécies

Exposição da copa

Para as quatro espécies em que todos os indivíduos presentes nas parcelas foram etiquetados (vide acima), foi possível examinar a distribuição da população com respeito à classe de exposição da copa. Em todas as espécies, uma média de pelo menos 95% das mudas foi encontrada na classe Clark & Clark 2.5 ou abaixo (Figura 4). A população de *Manilkara huberi* foi distribuída de forma mais eqüitativa entre as classes inferiores do que as outras espécies.

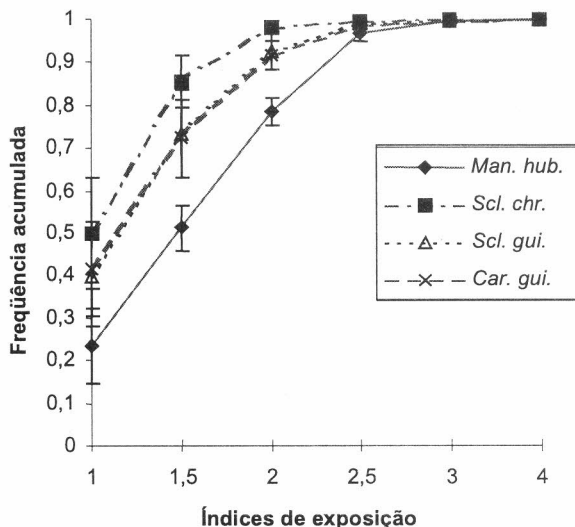


Figura 4. Distribuição média cumulativa das populações de mudas de quatro espécies com relação ao índice Clark & Clark de exposição de copa (Clark & Clark, 1992) no Parque Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA.

As mudanças na distribuição populacional em relação à exposição de copa no tempo foram observadas no período de dois anos. As populações tenderam a concentrar-se nas classes de copas medianas durante o período do estudo. Em quatro das sete espécies, essa mudança foi significativa (teste Kolmogorov-Smirnov de duas amostras, duas caudas, $p < 0.05$).

Mortalidade

As taxas de mortalidade anuais (Sheill et al. 1995) variaram entre 0.06 e 0.28. Não houve relação aparente entre taxa de mortalidade e grupo ecológico, uma vez que as duas espécies com as taxas de mortalidade mais altas foram *Vochysia maxima* (espé-

cie demandante de luz) e *Manilkara huberi* (tolerante à sombra). Houve diferenças significativas (Teste χ^2 $p < 0.05$) no índice de exposição de copa entre as mudas que sucumbiram e aquelas que sobreviveram em três das seis espécies testadas (*Sclerolobium guianensis* não foi analisada em função de que 11 indivíduos dessa espécie morreram durante o período de dois anos, insuficientes para análises). As tabelas de contingência demonstraram que, em cada uma dessas três espécies (*Vochysia maxima*, *Manilkara huberi* e *Carapa guianensis*), as diferenças significativas foram devidas a uma proporção mais alta de mortalidade de mudas, que ocorreu na classe mais baixa de exposição de copa (classe 1.0). Na Tabela 4, são apresentados os resultados dos percentuais de sobrevivência encontrados por índice de exposição de copa para as espécies estudadas.

TABELA 4. Porcentual de sobrevivência de mudas de sete espécies florestais em diferentes classes de exposição de copa segundo Clark & Clark (1992), em um transecto no Parque Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA.

Espécies	Classes de exposição de copa					Média
	1	1.5	2	2.5	3	
<i>Vochysia maxima</i>	15.4	44.8	64.3	27.3	70.0	44.4
<i>Erisma uncinatum</i>	44.4	67.9	72.5	75.0	66.7	65.3
<i>Tachigali myrmecophila</i>	65.2	81.3	85.7	76.5	83.3	78.4
<i>Manilkara huberi</i>	28.3	64.3	50.0	50.0	66.7	51.9
<i>Sclerolobium chrysophyllum</i>	63.2	74.0	77.3			71.5
<i>Sclerolobium guianensis</i>	88.5	91.4	76.5			85.5
<i>Carapa guianensis</i>	14.3	34.6	44.0	33.3		31.6

O efeito da densidade de mudas sobre a mortalidade foi testado através da separação de parcelas entre aquelas de baixa densidade ($< 33^{\text{o}}$ percentil de densidade média das parcelas), de densidade média ($> 33^{\text{o}} < 66^{\text{o}}$ percentil) e de alta densidade ($> 66^{\text{o}}$ percentil) para cada espécie. Apenas duas das sete espécies (*Vochysia maxima* e *Carapa guianensis*) apresentaram uma relação significativa entre a mortalidade e a classe de densidade da parcela (Teste χ^2 , $p < 0.05$).

Incremento em altura

O incremento em altura nas classes inferiores de exposição de copa foi insignificante, mas aumentou de forma marcante com a elevação da exposição da copa (Figura 5). A única exceção foi *Manilkara huberi*, que demonstrou pouca evidência de aumento de crescimento em condições mais abertas. As diferenças entre as espécies no incremento em altura foram mais evidentes na exposição média da copa. Houve pouca evidência de mudanças na ordem nas classes de altura entre as espécies com o tempo, em qualquer classe de exposição de copa.

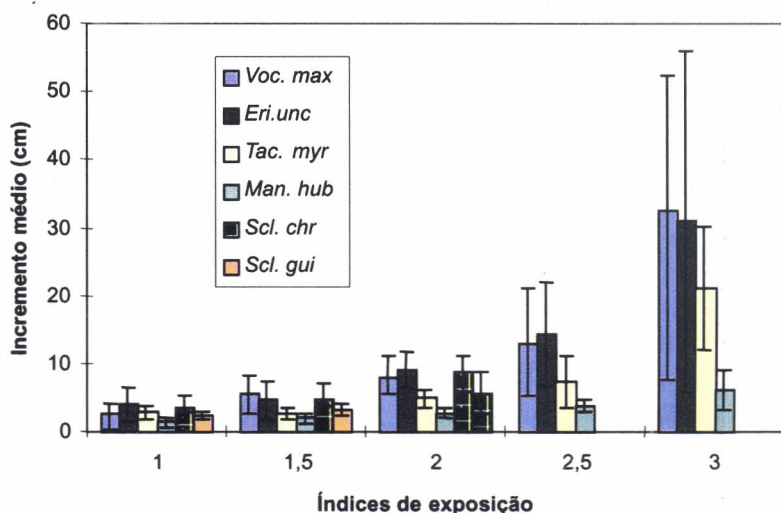


Figura 5. Incremento médio em altura de mudas de seis espécies arbóreas durante dois anos, em um transecto no Parque Fenológico, Flona do Tapajós, município de Belterra, PA. As barras indicam os intervalos de confiança de 95% em torno da média.

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Dinâmica populacional de mudas

O presente estudo confirma trabalhos anteriores de que as espécies de florestas tropicais, na grande maioria, apresentam distribuições espaciais altamente agrupadas (Richards, 1952; Schulz, 1960; Fox, 1973; Viana, 1989; Forget, 1989). A localização dos grupos estava relacionada à proximidade de árvores adultas conespecíficas. A estrutura do dossel não teve qualquer influência na localização dos grupos. Foi encontrada pouca evidência para mortalidade de mudas com relação à densidade dependente dentro dos agrupamentos de mudas. Contudo, o fato de que as populações de mudas foram mais agrupadas imediatamente após a dispersão, e que uma proporção maior de mudas altas (altura maior ou igual a 90 cm) do que esperada foi encontrada em áreas de baixa densidade, sugere que podem estar em operação efeitos dependentes de densidade ou distância (Janzen, 1970; Connell, 1971). O tipo de dados apresentados neste trabalho não permite a determinação dos fatores causais desse fenômeno (Clark & Clark, 1984).

Dentro do manejo florestal, a amostragem da regeneração natural (diagnóstica ou em parcelas permanentes) é forçosamente conduzida numa baixa intensidade. O alto nível de agrupamento espacial das populações de mudas limita a utilidade de tais estratégias de amostragem na predição das conseqüências das práticas do manejo. De igual modo, intervenções silviculturais em nível de talhão terão resultados altamente específicos, especialmente por causa do agrupamento de populações de mudas.

As populações de mudas da maioria das espécies do estudo apresentaram grandes variações durante períodos curtos de tempo. Isto já tem sido constatado em muitas florestas tropicais úmidas para numerosas espécies (Richards, 1952; Fox 1973; Connell et al. 1984; Li et al. 1996). Pesquisas anteriores em áreas exploradas na Floresta Nacional do Tapajós demonstraram que as populações de mudas e varas da maioria das espécies são altamente dinâmicas (Lopes, 1993).

As diferentes espécies apresentaram períodos de recrutamento e perda em momentos diferentes, o que reflete a variedade dos padrões fenológicos encontrados entre espécies arbóreas na floresta do Tapajós. A taxa de mudança nas populações de mudas coloca restrições semelhantes no manejo florestal, no contexto temporal, em que a heterogeneidade espacial das populações de mudas coloca no contexto espacial.

Estes resultados sugerem que práticas silviculturais com o objetivo de aumentar a densidade da regeneração natural de uma espécie, ou de um pequeno número de espécies, deverão ser altamente específicos ao espaço e cuidadosamente sincronizadas com os eventos fenológicos. Embora este tipo de abordagem tenha poucas possibilidades em termos de uma aplicação realista para a maioria das espécies madeireiras amazônicas, a mesma constitui a base de um sistema de silvicultura atualmente em desenvolvimento para a valiosíssima espécie *Swietenia macrophylla* no Pará¹.

Crescimento e mortalidade

A maioria das mudas de todas as espécies foi encontrada nas classes inferiores de exposição de copa. As populações de mudas concentraram-se com o tempo, nas classes médias de exposição de copa, como resultado de uma mortalidade geralmente maior nas classes inferiores de exposição de copa. Este resultado é consistente com outros trabalhos para um grande número de espécies arbóreas de florestas tropicais úmidas (Augspurger, 1984; De Steven & Putz, 1984; Brown & Whitmore, 1992; Whitmore & Brown, 1996). Foi também, nas classes de baixa exposição de copa (ou seja, as mudas em condições de baixa luminosidade) onde ocorreram as maiores diferenças entre espécies em termos de mortalidade.

As mudas de todas as espécies cresceram pouco sob baixa radiação. Com a exceção de *Manilkara huberi*, o crescimento em altura desenvolveu com o aumento da classe de exposição de

¹Informação prestada por José Natalino Macedo Silva, pesquisador da Embrapa Amazônia Oriental ao autor do trabalho.

copa. As diferenças de crescimento entre espécies ocorreram, em grande parte, nas classes médias de exposição de copa. Não houve evidências de que as diferentes espécies foram "liberadas" para um maior crescimento em altura em diferentes pontos da escala (admitidamente rudimentar - Jennings et al. (1999) do índice de exposição de copa.

A falta de uma resposta de crescimento em altura ao aumento da abertura do dossel, para *Manilkara huberi*, reflete a reputação de extrema tolerância à sombra desta espécie. O lento crescimento de indivíduos juvenis dessa espécie foi relatado anteriormente por Silva et al. (1995) e Nepstad et al. (1996). Isso sugere que a duração de rotação dessa espécie em florestas naturais deverá ser longa, especialmente se a substituição das árvores de tamanho comercial acontecer por mudas ou varas.

Anexo 1

Definições de medição da estrutura do dossel: os dois índices de exposição de copa (seguindo Dawkins 1956, com 'parcela' substituindo 'copa' para aumentar o índice de planta individual até o nível de parcela, e Clark & Clark 1992) e fase de crescimento da floresta (adaptado de Whitmore 1975, com altura da vegetação substituindo estrutura de diâmetro na sua formulação).

Exposição de copa (Clark & Clark)		Exposição de copa (Dawkins)		Fase florestal	
Classe	Definição	Classe	Definição	Classe	Definição
1.0	Sem luz direta (copa sem iluminação direta vertical ou lateral).	1	Sem luz direta (parcela sem iluminação direta vertical ou lateral).	Madura	Vegetação na parcela 30-40 m de altura.
1.5	Baixa luz lateral (copa iluminada apenas do lado: sem aberturas grandes ou médias).			Em Construção	Vegetação na parcela > 2 m de altura mas menos 30 m.
2.0	Luz lateral média (copa iluminada apenas do lado: várias aberturas pequenas ou uma abertura média).	2	Luz lateral (< 10% da projeção vertical da parcela exposta à luz vertical, parcela iluminada lateralmente).	Clareira	Vegetação na parcela < 2 m de altura.
2.5	Intensa luz lateral (copa iluminada apenas do lado: exposta a pelo menos uma abertura principal ou várias aberturas médias).				
3.0	Alguma luz superior (10-90% da projeção vertical da copa exposta à iluminação vertical).	3	Alguma luz superior (10-90% da projeção vertical da parcela exposta à iluminação vertical).		
4.0	Plena luz superior ($\geq 90\%$ da projeção vertical da copa exposta à luz vertical, luz lateral bloqueada parcial ou completamente dentro do cone invertido de 90° abrangendo a copa).	4	Plena luz superior ($\geq 90\%$ da projeção vertical da parcela exposta à luz vertical, luz lateral bloqueada parcial ou completamente dentro do cone invertido de 90° abrangendo a parcela).		
5.0	Copa plenamente exposta à iluminação vertical e lateral dentro do cone invertido de 90° abrangendo a copa.	5	Parcela plenamente exposta à iluminação vertical e lateral dentro do cone invertido de 90° abrangendo a parcela.		

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AUGSPURGER, C.K. Light requirements of neotropical rainforest trees: a comparative study of growth and survival. **Journal of Ecology**, v.72, p.777-795, 1984.
- BROWN, N.D.; JENNINGS, S.B. Gap-size niche differentiation by tropical rainforest trees: a testable hypothesis or a broken-down bandwagon? In: NEWBERY, D.M., PRINS, H.H.T.; BROWN, N.D.B. (Ed.). **Dynamics of tropical Communities**: proceedings of the 37th Symposium of The British Ecological Society. Oxford: Blackwell Science, 1998, p.79-94.
- BROWN, N.D.; WHITMORE, T.C. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? **Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B**, v.335, p.369-387, 1992.
- CARVALHO, J.O.P. de. **Structure and dynamics of a logged over Brazilian Amazonian rain forest**. Oxford: University of Oxford, 1992. Tese Doutorado.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. **Ecological Monographs**, v.62, p.315-344, 1992.
- CLARK, D.A.; CLARK, D.B. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. **American Naturalist**, v.124, p.769-788, 1984.
- CONNELL, J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: VAN BOER, P.J.; GRADWELL, G.R. (Ed). **Dynamics of populations**: proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of numbers in populations, Oosterbeek, 1970. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971. p.298-310.
- CONNELL, J.H.; TRACEY, J.G.; WEBB, L.J. Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity. **Ecological Monographs**, v.54, p.141-164, 1984.

- DAWKINS, H.C. **Crown classification of natural forest trees**. Uganda Forest Department, 1956. (Uganda. Forest Department technical Note, 17).
- DE STEVENS, D.; PUTZ, F.E. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. **Oikos**, v.43, p.207-216, 1984.
- DUBOIS, J.C.L. **Preliminary forest management guidelines for the National Forest of Tapajós**. Belém: IBDF-PRODEPEF, 1976.
- FORGET, P.M. La regeneration naturelle d'une espece autochore de la foret Guyanaise: *Eperua falcata* Aublet (Caesalpinaceae). **Biotropica**, v. 21, p. 115-125, 1989.
- FOX, J.E.D. Dipterocarp seedling behaviour in Sabah. **The Malaysian Forester**, v.36, p.205-214, 1973.
- JANZEN, D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **American Naturalist**, v.104, p.501-528, 1970.
- JENNINGS, S.B.; BROWN, N.D.; SHEIL, D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. **Forestry**, v.72, p.59-73, 1999.
- KÖPPEN, W. **Die klimate de Erde**. Berlin: Walter de Gruyter, 1923.
- LI, M.; LIEBERMAN, M.; LIEBERMAN, D. Seedling demography in an undisturbed tropical wet forest in Costa Rica. In: SWAINE, M.D. (Ed). **The ecology of tropical forest tree seedlings**. Parthenon, Paris: UNESCO.1996, p.285-304. (Man and the Biosphere Series, 18).
- LOPES, J. do C.A. **Demografia e flutuações temporais da regeneração natural após uma exploração florestal: FLONA do Tapajós-PA**. Piracicaba: ESALQ, 1993. 133p. Dissertação de Mestrado.
- NEPSTAD, D.C.; UHL, C.; PEREIRA, C.A.; SILVA, J.M. de. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. **Oikos**, v.76, p.25-39, 1996.
- RICHARDS, P.W. **The tropical rain forest**. Cambridge: Cambridge University, 1952.

- SCHULZ, J.P. Ecological studies on the rain forest of northern Suriname. Amsterdam: North-Holland, 1960. (The Vegetation of Suriname, 2).
- SHEIL, D.; BURSLEM, D.F.R.P.; ALDER, D. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. **Journal of Ecology**, v.83, p.331-333, 1995.
- SILVA, J.M.L. da; MARTINS, J.S.; SANTOS, R.D. DOS; SOARES, A.F.; LIMA, A.A.C.; GAMA, J.R.N.F.; SANTOS, P.L.DOS; RÊGO, R.S. . Belém: Embrapa-CPATU, 1983, (Embrapa-CPATU. Boletim de Pesquisa, 20).
- SILVA, J.N.M.; CARVALHO J.O.P. de; LOPES J. do C.A.; ALMEIDA, B.F. de; COSTA, D.H.M.; OLIVEIRÁ, L.C. de; VANCLAY, J.K.; SKOVSGAARD, J.P. Growth and yield of a tropical rain forest in the Brazilian Amazon 13 years after logging. **Forest Ecology and Management**, v.71, p.267-274, 1995.
- SWAINE, M.D.; WHITMORE, T.C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v.75, p.81-86, 1988.
- VIANA, V.M. **Seed dispersal and gap regeneration: the case of three Amazonian tree species**. Harvard: Harvard University, 1989. Tese Doutorado.
- WHITMORE, T.C. **Tropical rain forests of the Far East**. Oxford: Clarendon, 1975.
- WHITMORE, T.C. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. **Ecology**, v.70, p.536-538, 1989.
- WHITMORE, T.C. Gap size and species richness in tropical rain forests. **Biotropica**, v.16, p.239, 1984.
- WHITMORE, T.C.; BROWN, N.D. Dipterocarp seedling growth in rain forest canopy gaps during six and a half years. **Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B**, v.351, p.1195-1203, 1996.